Caldasia 25(2) 2003: 403-417

MODELO CONCEPTUAL DEL PAPEL ECOLÓGICO DE LA HORMIGA ARRIERA (*Atta laevigata*) EN LOS ECOSISTEMAS DE SABANA ESTACIONAL (VICHADA, COLOMBIA)

Conceptual model of the ecologic role of leaf-cutting ant (*Atta laevigata*) in seasonal savanna ecosistems (Vichada, Colombia)

Francisco Cortés-Pérez
Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia,Grupo de Estudios en Sistemas Andinos GESA, Tunja, Colombia. fcortes@tunja.uptc.edu.co; frcortes2001@yahoo.com

Tomás Enrique León-Sicard
Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Estudios Ambientales IDEA., Bogotá D.C., Colombia. teleonsi@bacata.usc.unal.edu.co

RESUMEN

Se presentan algunos aspectos del ciclo de vida de la hormiga arriera *Atta laevigata*, en especial el vuelo nupcial, con notas ecológicas de interés, el perfil modal de suelos afectados por la actividad de las arrieras y se analiza su contenido de nutrientes. Se detalla el funcionamiento y la estructura de las colonias de arrieras con especial énfasis en el transporte y la acumulación de nutrientes y semillas en los sitios de establecimiento de la colonia; se explica el establecimiento de las matas de monte a partir de estos sitios ricos en nutrientes y semillas. Con base en estos aspectos se plantea un modelo funcional del papel que cumplen las colonias de arrieras en los ecosistemas de sabana estacional.

Palabras clave. *Atta laevigata*, ectosimbiosis, matas de monte, Orinoquia colombiana, sabanas.

ABSTRACT

Some aspects of the life cycle of the leaf-cutting ants *Atta laevigata* are shown, especially the nuptial flight, with ecological notes of interest, the modal profile of affected soils by the leaf-cutting ants activity and the nutritional content is analyzed. The functioning and structure of the leaf-cutting ants colonies is detailed with special emphasis in the transportation and accumulation of nutriments and seeds in the establishment places of the colony, and the establishment of the mount bushes from these places rich in nutriments and seeds is explained. Based on these aspects it's stated a functional model of the role that accomplish the leaf-cutting ants colonies in the ecosystem of seasonal savanna is proposed.

Key words. *Atta laevigata*, Colombian Orinoquia, Ectosymbiosis, Mount bushes, Savanna.

INTRODUCCIÓN

El concepto de sabana ampliamente aceptado en América es el de Beard (1953), quien las define como un ecosistema natural y estable que se encuentra en el trópico bajo, de carácter marcadamente estacional, el cual presenta un estrato continuo de gramíneas y cyperáceas y a menudo un estrato discontinuo de árboles bajos o arbustos.

De acuerdo con la disponibilidad estacional de agua del suelo para el estrato herbáceo, Sarmiento (1990) define tres tipos de sabana: estacional, hiperestacional y semiestacional. En las sabanas estacionales, objeto de este estudio, el ciclo anual de lluvias se diferencia netamente en una estación seca hasta de seis meses consecutivos, en la que las gramíneas sufren un estrés hídrico, seguido de una estación húmeda el resto del año con suficiente disponibilidad hídrica.

La sabana es un ecosistema dinámico. Cambios a corto y largo plazo están constantemente modificando su fisionomía, composición y procesos ecológicos. Algunos de estos cambios son predecibles, otros son fluctuaciones al azar. Las principales causas de estos cambios son variaciones en el clima, incendios, presencia de grandes herbívoros y actividades humanas (Sarmiento & Monasterio 1975). Las variaciones climáticas ocurren a largo plazo (tal como ha ocurrido durante el pleistoceno), estacionalmente (con alternancia de períodos secos y húmedos) y en fluctuaciones año tras año (Blydenstein 1967). Las otras causas están directa o indirectamente relacionadas con la actividad humana. El fuego es el más importante y es casi siempre iniciado por el hombre; las poblaciones actuales de grandes herbívoros y los cultivos también se encuentran bajo el control del hombre.

Los principales factores biofísicos en la formación de sabanas son la alta radiación y temperatura durante todo el año, la variación estacional del clima a través del año que provoca gradientes verticales de humedad en el suelo, los suelos con alta concentración de aluminio, la acidez y la baja concentración de nutrientes, la presión selectiva del fuego, la competencia árboles – gramíneas y entre gramíneas y la presión externa sobre las plantas ocasionada por herbívoros. Frente a estas presiones biofísicas las plantas presentan respuestas de tipo fenológico, morfológico y fisiológico, tales como la formación de rizomas subterráneos, bulbos y tubérculos, ramificaciones sinuosas y hojas coriáceas a cartáceas.

La presencia de sabanas también está influenciada por la ocurrencia y la actividad de las hormigas, entre las que se destacan las arrieras del género *Atta,* de las que según Mackay & Mackay (1986), existen cuatro especies en Colombia. Etter & Botero (1990) les atribuyen gran influencia en procesos sucesionales en que contribuirían a la formación de matas de monte, que a su vez darían paso a bosques, en sabanas del territorio del Tuparro ubicadas en la Orinoquia colombiana.

Aquí se profundiza el estudio del papel de las hormigas arrieras en el mantenimiento de los ecosistemas de sabana, a través de la descripción detallada de su nicho, que incluye laboreo del suelo, ciclo de vida y su actividad de forrajeo. Con esta base, se describe más a fondo cómo es que la actividad de las colonias conduce al establecimiento de las matas de monte, llegando a un equilibrio dinámico en el que a pesar de la influencia del fuego, que reduce y en algunos casos elimina este tipo de vegetación, las arrieras contribuyen a reemplazarlas en otras locaciones de las sabanas estacionales. Finalmente, se propone un modelo que muestra la importancia de la hormiga arriera en los ecosistemas de sabana.

ÁREA DE ESTUDIO

El Centro Las Gaviotas se localiza en el Corregimiento de El Viento (Departamento del Vichada), a una elevación de 170 m.s.n.m. Comprende aproximadamente 11 000 ha (figura 1) ubicadas en la Orinoquia colombiana. Geológicamente la zona se localiza sobre la altillanura plana bien drenada de los Llanos Orientales (Oppenheim 1942 y Hubach 1954, citados por Galvis & Valencia 1975); según el IGAC (1974) y Alvarado *et al*. (1991) los suelos predominantes en el área pertenecen a la consociación Gaviotas, los cuales son bien a moderadamente bien drenados, de texturas finas a muy finas en todo el perfil, con evidencia notable de una gran actividad biológica ascendente y descendente, que se manifiesta por la presencia de formaciones especiales de color oscuro y formas irregulares tanto en la superficie del terreno como dentro del perfil. Las pendientes de estos suelos están comprendidas entre 0 y 3% (Cortés *et al*. 1973).

El clima de la región tiene poca variación en los promedios mensuales de temperatura, presentando periodos de lluvia y de sequía bien definidos. En el periodo 1991 – 1995 se presentaron temperaturas máximas anuales promedias de 36.2ºC y mínimas de 18.4ºC, temperatura media de 27.7 ºC y humedad relativa del 68.5 %. El período de lluvia se extiende de abril a noviembre con algo más del 91 % (2568 mm) de precipitación, temperatura media de 25.38ºC y humedad relativa del 85.1%. El periodo seco se extiende de diciembre a marzo, con menos del 9 % (250 mm) de precipitación. La precipitación total multianual es de 2818 mm (Cortés 1997).

El Centro Las Gaviotas presenta tres tipos de vegetación: Bosque de Galería, Sabanas y la plantación de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* Barret & Golfari con sus especies asociadas. Este estudio se realizó en una formación vegetal de sabana estacional.

MATERIALES Y MÉTODOS

Selección de colonias

Se seleccionaron 15 colonias de nidación de la hormiga arriera *Atta laevigata* en una sabana estacional, teniendo en cuenta los siguientes criterios:

A. Colonias localizadas en suelos de la serie Gaviotas, considerando que Galvis & Valencia (1975) reportan que en suelos de esta serie las primeras cámaras de cría del hongo mirmecófilo aparecen a profundidades de 15 a 20 cm, mientras en otros suelos pueden presentarse a profundidades de 1 m o más.
B. Actividad epígea. Evidenciada por el aspecto de los montículos, la presencia en ellos de granos de tierra humedecidos y la actividad de forrajeo.
C. Colonias adultas. Se definió este criterio especialmente basados en la presencia de castas dentro del hormiguero: únicamente se seleccionaron colonias en las que se comprobó la presencia de hormigas pertenecientes a la casta de los soldados, la cual, según Autuori (1941), aparece en colonias con un mínimo de 22 meses de edad. Además se tuvo presente que las dimensiones externas, es decir el área de los montículos, fuera mayor de 25 m^2, que corresponde igualmente a características de colonia adulta, de acuerdo con el autor citado.
D. Distancia entre colonias. Alejadas unas de otras, con el objeto de evitar interferencias de la actividad de forrajeo.

Actividad de las hormigas

Forrajeo. Se realizó durante la época de verano (marzo), previa al vuelo nupcial. La observación de los patrones y las conductas de forrajeo se efectuó en la mañana, tarde y noche. Esta actividad comprendió dos partes: **1**. Establecimiento de conductas de forrajeo en

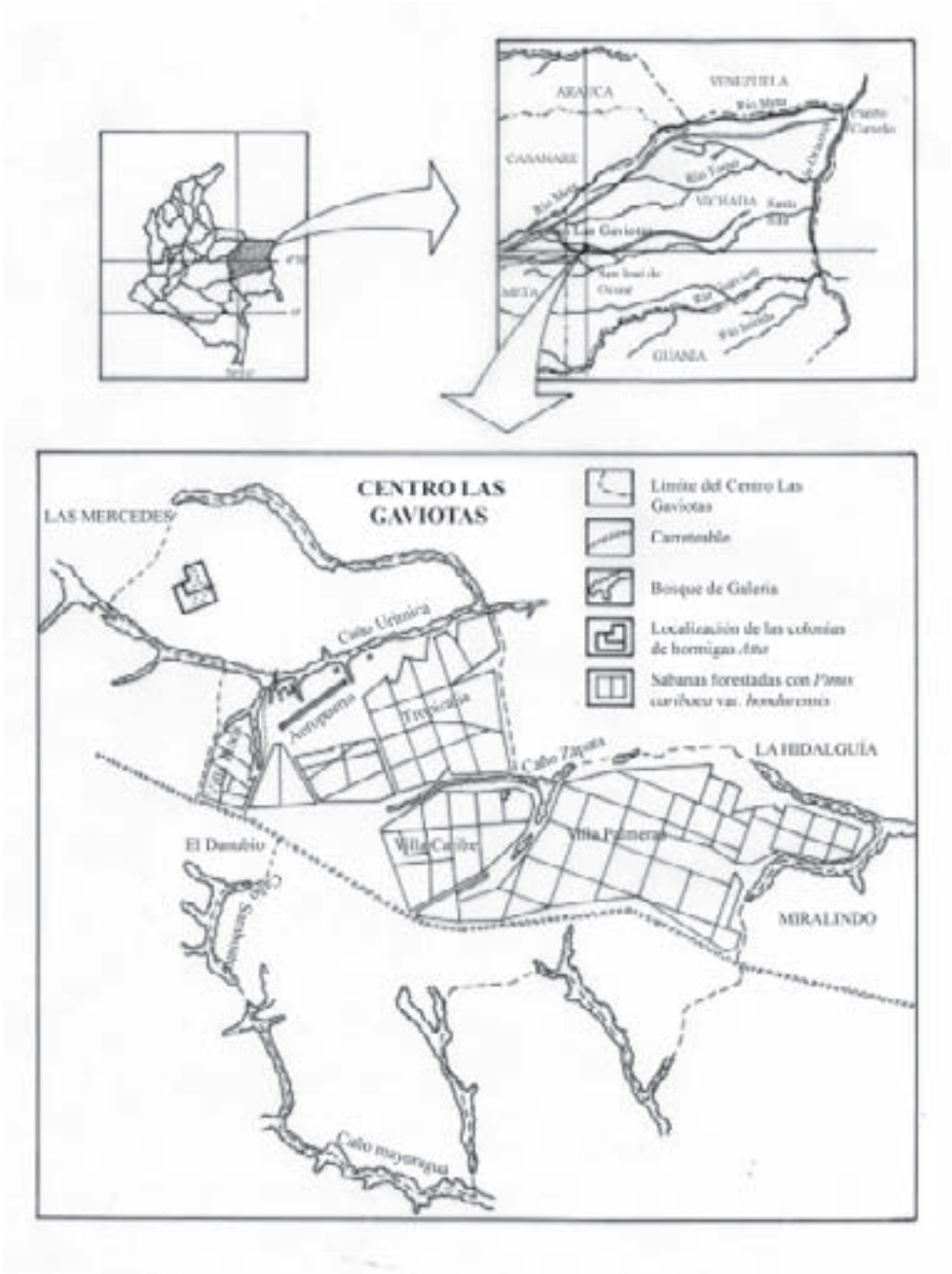

Figura 1. Mapa del Centro Las Gaviotas, Vichada (Orinoquia colombiana)

las colonias: se marcaron con estacas las cuatro entradas más cercanas al centro de cada colonia, y se estableció la frecuencia de hormigas que entran cargando material forrajeado por minuto por entrada durante cinco minutos de observación, a distintas horas del día; el tiempo se midió mediante un cronómetro de precisión. En las observaciones nocturnas se utilizó una lámpara cubierta con papel celofán rojo. En total se realizaron 12 conteos en 60 entradas de 15 colonias. Se consideraron las condiciones climáticas para que ocurra actividad de forrajeo. **2**. Tipo de vegetación forrajeada. Se hicieron recorridos a lo largo de los caminos de forrajeo hasta el sitio donde se hallaban las hormigas cortando las plantas, se colectó y prensó el material, el cual fue determinado y depositado en la colección del Herbario Nacional Colombiano (COL).

Vuelo nupcial. Establecimiento del horario del vuelo nupcial. Hora del inicio del vuelo de los machos y de las hembras aladas. **1**. Comportamiento de la colonia durante el vuelo nupcial, mediante observación directa de las distintas castas de arrieras en las entradas y montículos de las colonias. **2**. Captura y examen de reinas con el fin de verificar la presencia del hongo mirmecófilo en su bolsa infrabucal. Se realizó mediante presión lateral del tórax de las reinas, induciéndolas a abrir la bolsa infrabucal y expeler una pequeña bolita de unos dos mm de diámetro, que es el hongo mirmecófilo (Autuori 1941). **3**. Depredadores de reinas y reyes, por observación directa en el área cercana a las colonias. **4**. Establecimiento del peso de reinas y reyes alados, mediante la colecta y peso de 20 individuos de cada casta.

Descripción del perfil de suelos en una colonia. La descripción del perfil de suelos intervenidos por las hormigas se efectuó mediante la apertura de una calicata en una colonia adulta en la que ocurrió vuelo nupcial. Se tomaron muestras de los horizontes y del recubrimiento interno de las cámaras de cría para su posterior análisis en el laboratorio de suelos del IGAC. Se examinaron las siguientes variables: granulometría, pH, complejo de cambio, porcentaje de saturación, carbono orgánico y fósforo.

Revisión de colonias abandonadas. Para comprobar el establecimiento de matas de monte sobre el área de montículos de antiguas colonias de arrieras. Se hizo mediante recorridos en sabanas estacionales del Centro Las Gaviotas; una vez localizadas las matas de monte se examinaron buscando evidencia de antiguos montículos y entradas de las colonias en cercanías de la mata.

RESULTADOS

Patrones de forrajeo - fuentes alimenticias

La actividad de forrajeo en las 15 colonias es diferente. Hubo colonias que prácticamente permanecieron inactivas, tienen una o ninguna de las cuatro entradas activas y en promedio entran 1.88 hormigas cargadas por minuto; otras que presentaron un nivel de actividad media, con una a tres entradas activas y en promedio entran 4.95 hormigas cargadas por minuto y, un tercer grupo con alta actividad de forrajeo, tres o cuatro entradas activas y en promedio entran 8.12 hormigas cargadas por minuto.

En general se observó que las hormigas forrajean por la mañana desde las 06:00 (hora de la primera observación) hasta las 10:00 ó 10:30 en días soleados en que la temperatura a nivel del suelo aumenta a más de 45ºC, refugiándose en el interior de la colonia hasta las 15:00 ó 16:00, hora en la que la temperatura y la intensidad del sol disminuyen y las hormigas pueden reemprender su actividad. En días nublados el forrajeo se mantuvo durante todo el día, aunque se redujo entre las 11:00 y las 15:00. La actividad de forrajeo puede conti-

nuar el resto de la noche y en este trabajo se verificó hasta la 01:00.

En la sabana estacional, las arrieras tienen a disposición más de 80 especies de plantas sobre las cuales forrajear (Dueñas & Cortés 1990, Cortés 1997). No obstante, en este estudio se comprobó su actividad sólo sobre las siguientes seis especies: *Paspalum plicatum, Caladium macrotites, Digitaria* sp., *Melochia villosa, Lindernia diffusa y Simarouba amara*, lo cual demuestra que las hormigas son altamente selectivas con respecto al sustrato que usan para el desarrollo del hongo simbionte encargado de degradar la celulosa del material vegetal (Figura 2) y transformarlo en azúcar usado como alimento por las arrieras (Martin & Weber 1969, Diehl 1989).

Vuelo nupcial

El vuelo nupcial de las arrieras ocurre con las lluvias más fuertes del comienzo del invierno, a fines de abril o comienzos de mayo, en las sabanas de los llanos Orientales de Colombia (Figura 3). La noche anterior al vuelo nupcial de las arrieras ocurre el vuelo nupcial de las termitas (Isoptera), que sirve como aviso premonitorio del vuelo de las hormigas. El vuelo nupcial no fue totalmente sincrónico, observándose que hay un día de máxima actividad en que la mayoría de las colonias presentan vuelo, seguido de varios días en que ocurren vuelos secundarios o de menor magnitud en otras colonias.

El vuelo se inició cerca de las 08:00, en once de las 15 colonias, con la salida masiva de hormigas de las castas de las criadoras, cortadoras y soldados, que cubren el área alrededor de las entradas y las torretas cercanas al centro de las colonias y se encargan de atacar a cualquier intruso. Hacia las 09:00, aparecen en las bocas de las torretas los machos alados y hacia las 11:00 las reinas. Estas son perseguidas por enjambres de machos que se aparean repetidamente con ellas, siendo fecundadas por uno o varios. Luego del apareamiento, las reinas se desprenden las alas, buscan un lugar adecuado y comienzan a excavar el primer túnel o galería y a una profundidad de 15 a 25 cm la primera cámara de cría (Cortés 1991).

Para el caso de *Atta laevigata*, se estableció una relación 5:1 entre el peso de las hembras aladas (reinas) y el peso de los machos (reyes), (promedio 0.69 g versus 0.13 g). Las reinas aladas son varias veces mayores que los soldados y 50 o más veces que las hormigas de las otras castas en términos de peso.

Lo anterior evidencia que las colonias de arrieras realizan una enorme inversión en términos energéticos, destinada a la producción

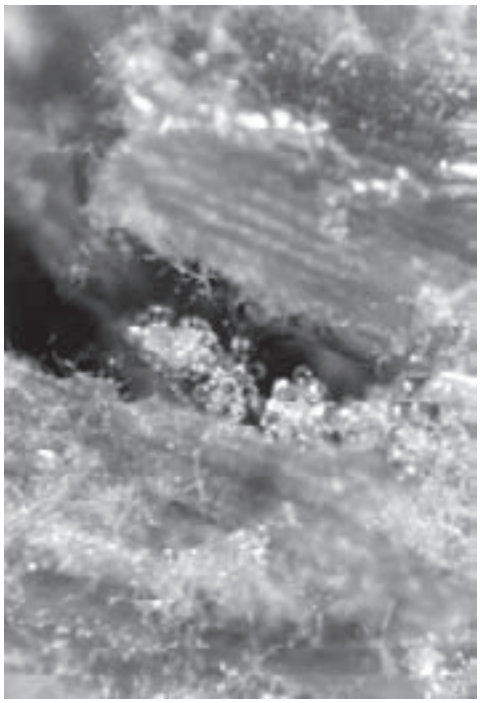

Figura 2. Detalle de las estructuras vegetativas formadas por el hongo ectosimbionte *Rhozites gongylophora*, alimento exclusivo de las hormigas *Atta*. Este crece sobre minúsculos trozos de vegetación forrajeada por las arrieras.

Figura 3. Primer plano del vuelo nupcial en una de las colonias de estudio. Nótese la gran cantidad de machos alados y, señalada con la flecha, una reina alada.

de hembras y machos alados, por lo cual deben asegurar cierta protección para las reinas; así, la estrategia reproductiva incluye que los machos empiecen el vuelo dos horas antes que las hembras (09:00), lo que atrae depredadores sobre ellos, que los atacan y consumen vorazmente; cuando salen las hembras hacia las 11:00, muchos de los potenciales depredadores ya están saciados, pierden interés en capturarlas, o realizan un menor esfuerzo depredador que al inicio. Entre los depredadores se identificaron grupos de aves como Tiránidos y rapaces, la caracara (*Polyborus plancus*) y águilas. Entre los mamíferos se destacan los zorros (*Cerdocyon thous*) y el hombre.

Según Ferreira *et al.* (1988), previo al vuelo nupcial, cada nueva reina recoge del jardín parental una bolita con hifas del hongo mirmecófilo *Rhozithes gongylophora*, la cual guarda en la bolsa infrabucal; este aspecto se comprobó sobre una muestra de 50 reinas examinadas, las cuales se capturaron en varias de las colonias estudiadas, todas las cuales portaban el hongo, en forma de una bolita de unos 2 mm de diámetro.

Perfil modal del suelo y contenido de nutrientes

El suelo descrito pertenece a la serie Gaviotas y se encuentra ubicado en la altillanura plana bien drenada con pendiente 0-1% , actualmente utilizada en ganadería extensiva con vegetación típica de sabanas. Este presenta un horizonte superficial que constituye los montículos o zona epígea, compuesto por los materiales traslocados desde la profundidad por las hormigas, caracterizado por la ausencia de estructura, granos redondeados, textura y color mezclados, correspondientes a aquellos de los horizontes transportados. Este primer horizonte sepulta el resto del perfil y constituye las torrecillas o entradas de la colonia, (Figuras 4 y 5). Varía en espesor de 10 a 45 cm. A continuación aparece el antiguo horizonte A, de 15 cm de espesor, pardo oscuro, fuertemente estructurado en bloques subangulares, arcillosos y con abundante presencia de cámaras de hormiga *Atta laevigata*. Entre 15 y 30 cm de profundidad se presenta un horizonte transicional AB, pardo amarillento, bien estructurado, arcilloso y también con abundantes cámaras de hormiga. De 30 a 50 cm se

encuentra el horizonte B, de color pardo fuerte, arcilloso, moderadamente estructurado y con menor cantidad de cámaras de cría. En el horizonte BC, de 25 cm de espesor, textura fina y estructura débil, no se encontraron evidencias de actividad biológica, la cual vuelve a aparecer en la base del horizonte C1, a casi 105 cm de profundidad, horizonte que se caracteriza por ausencia de estructura (masivo), color rojo y textura franco - arcillosa a arcillosa. La descripción completa del perfil modal se incluye en el Anexo 1.

Los datos del análisis químico realizado en el material edáfico, que recubre los dos primeros centímetros de las cámaras de cría demuestran un aumento de nutrientes, frente al material de los restantes horizontes del suelo ubicados en la misma posición fisiográfica (Tabla 1). Nótese que aunque la capacidad catiónica de cambio se mantiene en el rango de suelos del mismo tipo no trabajados por las hormigas, los contenidos individuales de las bases intercambiables aumentan sustancialmente (calcio de 0.2 a 0.8 meq / 100 g, magnesio de 0.2 a 0.4 meq / 100 g y potasio de 0.05 a 0.2 meq / 100 g), a pesar de que en su conjunto sigan considerándose como muy bajos. En consecuencia, la saturación total y el contenido de bases totales son casi tres veces mayores en las cámaras que en el suelo circundante, situación que expresa un notorio enriquecimiento en estas áreas de actividad biológica en relación con los niveles usuales de cationes reportados para los diversos horizontes de estos suelos. La materia orgánica de las cámaras subterráneas ubicadas en los horizontes B, BC y C1 se acerca a los contenidos del horizonte A, representando un aumento sustancial de esta propiedad en los estratos inferiores.

Figura 4. Aspecto exterior de una de las colonias experimentales. Nótese la proliferación de montículos producto del laboreo del suelo realizado por las arrieras. Sobre el área de montículos no crece vegetación mientras la colonia esté activa.

Figura 5. Perfil de suelo en una colonia de arrieras. En la parte superior un montículo, debajo, el horizonte A con numerosas cámaras de cría y canales de conexión. El material sacado del suelo para estas construcciones es el que conforma los montículos.

Revisión de colonias abandonadas y establecimiento de matas de monte

Un efecto de la actividad de forrajeo de las colonias de arrieras, tiene que ver con la acumulación de semillas en las inmediaciones de la colonia provocado por las hormigas cortadoras, que al salir de la colonia tocan con sus antenas el material vegetal que traen sus compañeras y no permiten la entrada de semillas o material muy seco al interior o parte hipógea de la colonia. Es un efecto parecido a un "control de calidad", que realizan las hormigas cortadoras que van saliendo de la colonia y se dirigen hacia el lugar de forrajeo, ellas van marcando el camino con una feromona (Weber 1972, Ferreira *et al*. 1988, Wilson 1994) y van tocando a las forrajeras que llevan carga hacia la colonia, examinan la carga y si ésta no es adecuada, detienen a la hormiga portadora, la cual a su vez opone resistencia. Sin embargo, a medida que se aproxima más a la entrada es mayor el número de hormigas que la detienen, hasta que la obligan a deshacerse de su carga, la cual queda sobre o muy cerca al área de montículos de la colonia. De esta manera las arrieras cumplen un importante papel como agentes dispersores de semillas.

Al producirse el abandono de la colonia, bien sea por muerte de la reina o por una migración subterránea de las hormigas, comienzan a proliferar gran cantidad de plántulas, que proponemos, son las que surgen a partir de las semillas transportadas por las arrieras, y que con el correr del tiempo forman las conocidas matas de monte.

En recorridos por las sabanas estacionales del Centro Las Gaviotas se pudo comprobar que las formaciones vegetales conocidas como matas de monte, comienzan a proliferar sobre montículos de antiguas colonias de arrieras, abandonados por periodos de tiempo indeterminados.

Aunque sin especificar el proceso ecológico anteriormente descrito, Etter & Botero (1990) ya habían propuesto la influencia de las arrieras en la aparición de las matas de monte, postulando, con base en trabajo de foto-interpretación, que las colonias de arrieras impulsan la sucesión secundaria, desde ecosistemas de pradera hacia formaciones boscosas; según ellos, en este proceso las matas de monte, que son formaciones vegetales de menos de 100 m^2, dominadas por arbustos y arbolitos pirófilos, constituirían la etapa intermedia entre pradera y bosque propiamente dicho.

Tabla 1. Resultados del análisis químico de los suelos intervenidos por la hormiga arriera *Atta laevigata* en el Centro Las Gaviotas (Vichada).

NOMENCLATURA	Profundidad (cm)			
	Horizonte C (45 – 0)	**Horizonte Ap (0 – 15)**	**Horizonte AB (15 – 30)**	**Cámaras de cría**
Granulometria, %				
Arena	18	20	14	18
Limo	36	38	42	40
Arcilla	46	42	44	42
Textura	Ar	Ar	ArL	Ar
pH	4.0	3.9	4.1	3.8
Complejo de cambio (meq / 100 g)				
Capacidad catiónica de cambio	10.1	13.5	11.7	12.9
Bases totales	0.6	0.5	0.5	1.6
Calcio	0.2	0.2	0.2	0.8
Magnesio	0.2	0.2	0.2	0.4
Potasio	0.02	0.05	0.03	0.2
Sodio	0.2	0.1	0.1	0.2
Porcentaje Saturación, %				
Total	5.9	3.7	4.3	12.4
Calcio	2.0	1.5	1.7	6.2
Magnesio	2.0	1.5	1.7	3.1
Potasio	0.2	0.4	0.2	1.5
Carbono orgánico %	0.58	1.53	0.90	1.25
Fósforo (p.p.m.)	1	4	1	

No obstante, para el caso de las sabanas estacionales ubicadas en Las Gaviotas, se observó que el fuego controla el tamaño de las matas de monte, las cuales no llegan a convertirse en bosques; en algunos casos se observó que el fuego elimina completamente una mata de monte, o que posterior al fuego el tamaño de la mata se reduce sustancialmente.

DISCUSIÓN

El funcionamiento de las colonias de la hormiga arriera explicado es importante para entender el papel ecológico que cumplen las *Atta* en los ecosistemas de sabana de la Orinoquia colombiana, para lo cual se propone un modelo (Figura 6) en que aparecen las principales relaciones ecológicas de la hormiga arriera y su influencia en el mantenimiento de las sabanas estacionales, incluyendo la proliferación de las matas de monte.

En primer término se observa el efecto del trabajo que realizan en los suelos en los que ubican sus colonias, porque a medida que construyen galerías, cámaras de cría y siembra del hongo simbionte provocan una traslocación de horizontes del suelo y un aumento del intercambio gaseoso (Cortés 1991) y, según Etter & Botero (1990), un aumento del contenido de agua del suelo en comparación con suelos en la misma posición fisiográfica sin colonias de arrieras.

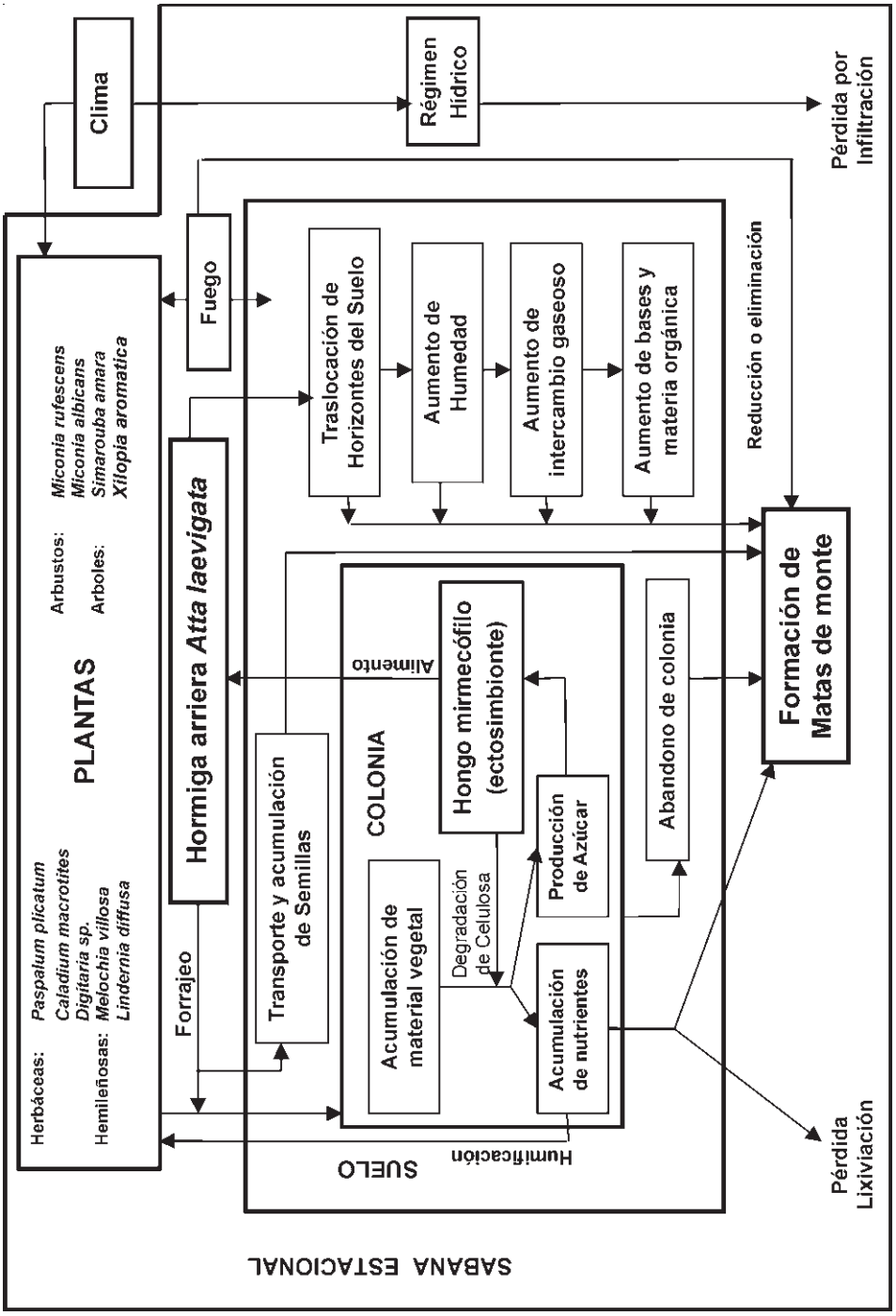

Figura 6. Modelo de las relaciones ecológicas de la hormiga arriera en sabanas estacionales.

En colonias adultas se estableció que el material de los montículos cubre en algunos casos áreas superficiales de más de 80 m^2, lo que da una idea del laboreo subterráneo de las hormigas y su importancia como agente modelador del paisaje, porque sobre el material de los montículos no crece vegetación mientras la colonia esté activa (Figura 4).

Puede afirmarse que la acción de las hormigas se traduce principalmente en efectos físicos de translocación de materiales, modificación de la estructura al revertirla desde bloques subangulares a granos redondeados y creación de nuevas condiciones de circulación de gases y agua (Figura 5). A nivel químico se advierten evidencias de incrementos en bases y materia orgánica en los horizontes subsuperficiales como efectos principales de la translocación biológica, todo lo cual probablemente prepara el escenario para que surjan las matas de monte.

En segundo lugar, el material vegetal que cortan y acarrean las hormigas a distancias hasta de 400 m de la colonia, se concentra en la parte hipógea o subterránea de ella. Así, el forrajeo, traslado y acumulación de material vegetal al interior de las colonias representa un aumento de nutrientes en el espacio que ocupan.

Si se tiene presente que la colonia puede permanecer activa en el mismo sitio por periodos de tiempo superiores a 10 años (Autuori 1941, Fowler *et al*. 1986), durante los cuales depende del material forrajeado que traen a ella las cortadoras, para que a su vez el hongo mirmecófilo *Rhozites gongylophora* (Figura 2) degrade la celulosa y ponga a disposición de las hormigas el azúcar que contiene, y que las hormigas abonan y mantienen la asepcia del hongo gracias a sus excrementos y secreciones (Weber 1972), no resulta díficil comprender que la parte hipógea de la colonia (cámaras de cría y siembra del hongo, cámaras con desechos y cadáveres de hormigas e incluso galerías de conexión entre cámaras) contiene una cantidad enorme de nutrientes, que quedan disponibles para otros organismos una vez que la colonia se extingue, o se traslada a un nuevo sitio con mayor oferta alimentaria.

El efecto de la acumulación de semillas en las inmediaciones de la colonia, provocado por las hormigas cortadoras, denominado atrás como “control de calidad”, es trascendental, porque contribuye a la dispersión de propágulos desde el sitio donde se encuentran las plantas parentales, hasta una nueva locación, que es muy favorable, en términos de contenido de nutrientes, ablandamiento del terreno, contenido de humedad, oxigenación y circulación de gases en el suelo. Esto indica que las arrieras cumplen un importante papel como agentes dispersores de semillas.

En último término, se comprobó que al producirse el abandono de la colonia, proliferan gran cantidad de plántulas, que probablemente, con el correr del tiempo forman las conocidas matas de monte. En efecto, recorridos por las sabanas estacionales del Centro Las Gaviotas mostraron que sobre montículos de antiguas colonias de arrieras, abandonados por periodos de tiempo indeterminados, se presenta esta formación vegetal.

Es probable que se esté dando un equilibrio dinámico, en el que las matas de monte que se pierden y desaparecen por acción del fuego, sean reemplazadas por nuevas matas que surgen sobre colonias abandonadas gracias al trabajo de las hormigas. De esta manera, la actividad de las arrieras ayudaría al mantenimiento de la fisionomía y la composición florística típica de los ecosistemas de sabana estacional en la Orinoquia colombiana.

Por último, la evidencia encontrada estaría en contravía de la propuesta de Etter & Botero

(1990), quienes veían un proceso sucesional de sabana a mata de monte y de allí a bosque; probablemente no tuvieron en cuenta el efecto del fuego, que elimina vegetación leñosa que no posea adaptaciones especiales para sobrevivir al fuego, el cual es recurrente en las sabanas naturales.

AGRADECIMIENTOS

Al director del Centro Las Gaviotas, Paolo Lugari Castrillón y al director del Centro de Investigaciones Científicas de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, Abdón Cortés Lombana, por la colaboración durante el trabajo y por la financiación parcial del mismo. A Hilda del Carmen Dueñas y a los profesores del Instituto de Ciencias Naturales por la determinación del material botánico. A Gabriel Pinilla Agudelo, Germán Amat y Fernando Fernández por su valiosa ayuda y a la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja.

LITERATURA CITADA

ALVARADO, M., P., C. VÁSQUEZ & M. APONTE. 1991. *Estudio semidetallado de suelos sector Carimagua-Gaviotas (Departamentos del Meta y Vichada)*. IGAC. Subdirección Agrológica. Ministerio de Hacienda y Crédito Público. Bogotá.

AUTUORI, M. 1941. Contribuição para o conhecimento da sauva. Arquivos do Instituto Biológico 12: 196-231.

BEARD, J. S. 1953. The savanna vegetation of northern tropical America. Ecology Monographs 23: 149-215.

BLYDENSTEIN, J. 1967. Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. Ecology 48: 1 – 15.

CORTÉS, L., A., J. JIMÉNEZ & J. REY. 1973. *Génesis, clasificación y aptitud de explotación de algunos suelos de la Orinoquia y la Amazonia colombianas*. Universidad de Bogotá, Jorge Tadeo Lozano. Bogotá.

CORTÉS, P. F. 1991. *Interacción biológica entre la hormiga arriera* (Atta laevigata F. Smith) *y el fríjol blanco* (Canavalia ensiformis (L.) D.C.) *en sabanas de la Orinoquia Colombiana*. Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

CORTÉS, P. F. 1997. *Efecto del cultivo de* Pinus caribaea var. hondurensis *Barret & Golfari sobre la vegetación de sabanas no inundables del Centro Las Gaviotas, Orinoquia colombiana*. Tesis de Magister, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

DUEÑAS, G. H. & F. CORTÉS, P. F. 1990. Comparación de la artropofauna y vegetación asociada a un cultivo de *Pinus caribeae*, con las existentes en sabanas de la Orinoquia colombiana (Gaviotas-Vichada). Centro Las Gaviotas. Bogotá.

DIEHL, F. E. 1989. Ecología comportamental de algunas espécies da tribo Attini (Formicidae –Hymenoptera). En: F. E. Diehl (ed.), Resúmenes del Primer Congreso Latinoamericano de Ecología.

ETTER, A. & P. J. BOTERO. 1990. La actividad edáfica de hormigas (*Atta laevigata*) y su relación con la dinámica sabana/bosque en los Llanos Orientales (Colombia). Colombia Amazónica 4: 77-95.

FERREIRA, E. F., T. M. CASTRO & J. S. OLIVEIRA. 1988. O Cheiro da desorden. Revista Brasileira de Tecnología. Septiembre: 23-25.

FOWLER, H. G., L. C. FORTI, S. V. PEREIRA & N. B. SAES, 1986. Fire ants and leaf-cutting ants. En: S. L Cliffort & R. K. Vander Meer (eds.), *Biology and Management*, Wesview, Boulder.

GALVIS, H. C. & Z. H. VALENCIA. 1975. Efecto edáfico de la hormiga arriera *Atta laevigata* en algunos suelos del centro de desarrollo integrado Las Gaviotas en la Orinoquia co-

lombiana, Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

IGAC. 1974. Estudio detallado de suelos del Centro de Desarrollo Integrado las Gaviotas. Comisaría del Vichada. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Subdirección Agrológica. Ministerio de Hacienda y Crédito Público. Bogotá. Vol. 10, Nro. 3.

MACKAY, W. & E. MACKAY. 1986. Las Hormigas de Colombia: Arrieras del género *Atta* (Hymenoptera: Formicidae). Revista Colombiana de Entomología 12: 23-30.

MARTÍN, M. & N. A. WEBER. 1969. The cellulose utilizing capability of the fungus cultured by Attine abt *Atta colombica tonsipes*. Annual Entomology of Society American 62 (2): 1386-1387.

SARMIENTO, G. & M. MONASTERIO. 1975. A critical consideration of the enviromental condition associated with the ocurrence of Savanna Ecosystems in Tropical Ecologycal Systems. Ecological Studies 4: 223-250.

SARMIENTO, G. 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del sur. Págs. 15-56. En: G. Sarmiento (ed.), Las sabanas Americanas, aspectos de su biogeografía, ecología y utilización. CEILAT, Universidad de los Andes, Mérida.

WEBER, N. A., 1972. The fungus culturing behavior of ants. American Zoologist 12: 577-587.

WILSON, E. O. 1994. *La diversidad de la vida*. Ed. Crítica (Grijalbo Comercial S.A.), Barcelona.

Recibido: 05/08/2002
Aceptado: 21/05/2003

Anexo 1. Descripción modal del perfil de suelos sobre la colonia de la hormiga arriera *Atta laevigata*.

Localización geográfica:	120 m al sur del corral en el Centro Las Gaviotas.
Posición geomorfológica:	Altillanura plana.
Relieve:	Plano (pendiente 0 -1 %)
Drenaje natural:	Moderadamente bien drenado.
Profundidad efectiva:	Muy profundo.
Régimen edafoclimático:	Ustico isohipertérmico.
Material parental:	Sedimentos terciarios.
Uso actual:	Ganadería extensiva.

Clasificación taxonómica:

45-0 cm	Horizonte translocado con mezcla heterogénea de color y textura; sin estructura; granos redondeados (0.5 a 1 cm de diámetro).
Ap 15 - 30 cm	Pardo oscuro (10YR3 / 3) en húmedo; arcilloso; bloques subangulares. Medios fuertemente desarrollados; abundantes poros medios y finos; pocas raices finas y medias; plástico, pegajoso y firme; abundante actividad de macroorganismos; límite claro y plano.

Continuación Anexo 1

B 30-50 cm	Pardo fuerte (7.5YR5 / 8) en húmedo; arcilloso; bloques subangulares a angulares débil a moderadamente desarrollados; abundantes poros medios; sin raices; plástico, pegajoso y suelto; regular actividad de macroorganismos; límite claro y plano.
BC 50 - 75 cm	Rojo amarillo (5YR5 / 8) en húmedo; franco arcilloso; bloques subangulares finos; abundantes poros finos; sin raices; plástico, pegajoso y suelto; no hay actividad de macroorganismos; límite plano y difuso.
C1 75 - 105 cm	Rojo (2.5YR5 / 8) en húmedo; franco arcilloso a arcilloso; masivo con tendencia a formar bloques subangulares finos débilmente desarrollados; abundantes poros finos y medios; pegajoso y plástico; abundante actividad de macroorganismos; límite plano y difuso.